Die Entwicklungsgeschichte der weiblichen Blüte von Cryptomeria japonica Don.

Ein Beitrag zur Deutung der Fruchtschuppe der Coniferen

von

Stephanie Herzfeld.

Aus dem botanischen Institut der k. k. Universität in Wien.

(Mit 3 Tafeln.)

(Vorgelegt in der Sitzung am 7. Juli 1910.)

Im Anschluß an meine Arbeit »Zur Morphologie der Fruchtschuppe von *Larix decidua* Mill.« (diese Sitzungsberichte, 1909) übertrug mir Prof. v. Wettstein im Herbst die Aufgabe, die Beschaffenheit der weiblichen Blüte von *Cryptomeria japonica* Don. klarzustellen.

Methode.

Es wurde sowohl die entwicklungsgeschichtliche wie die teratologische, anatomische und vergleichend-morphologische Methode angewendet.

Das Material entstammt einer Baumgruppe des Wiener botanischen Gartens, welche aus Exemplaren sehr verschiedenen Alters besteht; diese trugen gleichzeitig Blüten in den verschiedensten Stadien der Entwicklung, so daß ich es schließlich aufgab, das Datum der Einsammlung zu notieren.

Eine Reihe von Blütenzweigen wurde im Herbst ins Warmhaus übertragen; sie eilten bis Ende Dezember der Mutterpflanze im Wachstum weit voraus; um Neujahr waren die männlichen Blüten dem Stäuben nahe; dann trat Stillstand, schließlich Welken ein und wir mußten auf die Entwicklung des Gartenmaterials warten. Hierbei konnte konstatiert werden,

daß die im Warmhaus gezogenen Blüten keinerlei Bildungsabweichungen von den im Freien herangewachsenen zeigten. Die Warmbadmethode von Molisch wurde vergebens versucht.

Vor dem Fixieren wurden die jungen Zäpfchen der Länge nach halbiert, ältere in vier Teile geteilt, nach der Bestäubung ganze Blüten herauspräpariert. Als beste Fixierungsflüssigkeit erwies sich die von Lawson empfohlene Zusammensetzung des schwachen Bonnergemisches: 25 Teile 1⁰/₀iger Chromsäure, 10 Teile 1⁰/₀iger Osmiumsäure, 10 Teile Eisessig, 55 Teile destilliertes Wasser. Auch bei der weiteren Behandlung des fixierten Materials wandte ich, mit kleinen Modifikationen, Lawson's Methode an: nachdem die Objekte 10 bis 24 Stunden (am besten 14!) in dieser Flüssigkeit, dann drei Stunden im fließenden Wasser gelegen hatten, wurden sie durch langsame Diffusion mittels der gehärteten Filter von Schleicher und Schüll aus dem Wasser in 75⁰/₀igen Alkohol übertragen — ein Prozeß, der drei Stunden in Anspruch nahm (man gab die Objekte in ein beliebiges Quantum reinen Wassers in den Filter, außerhalb desselben die doppelte Menge 96⁰/₀igen Alkohols; nach der Diffusion war der Weingeist zirka 75⁰/₀); hierauf kamen die Zäpfchen direkt auf mindestens 12 Stunden in 96⁰/₀igen Alkohol und machten fernerhin den für die Mikrotomtechnik vorgeschriebenen Weg durch. Gefärbt wurde sowohl mit Hämatoxylin wie mit Safranin und Gentianviolett; im zweiten Fall empfiehlt es sich, nach der Behandlung mit Wasserstoffsuperoxyd die Schnitte ein zweites Mal mit Chromsäure anzubeizen, da sich alle Coniferen schlecht mit Safranin anfärben.

Entwicklungsgeschichte.

Die jüngsten Stadien, die vereinzelt anfangs Oktober noch zu finden waren, zeigten kleine Höcker in der Achsel von Blättern (Taf. I, Fig. 1 und 2), die sich weder durch ihre Form noch durch ihre Anatomie von normalen Nadeln unterschieden. Daß wir es nicht mit vegetativen Sprossen zu tun hatten, ging aus dem Umstande hervor, daß jede der spiralig stehenden Nadeln ein solches Achselprodukt trug, was nur bei den

Infloreszenzen der Fall ist; auch zeigte sich die charakteristische geotropische Herabkrümmung, wie sie nur die weiblichen Blüten besitzen.

Hierauf konnte eine Differenzierung des Höckers beobachtet werden, den wir primären Wulst nennen wollen (Taf. I, Fig. 3 links); in der Mitte desselben bildete sich eine kleine, knopfförmige Erhebung derartig, daß sie wie von einem verhältnismäßig mächtigen Wall umgeben war; der primäre Wulst wuchs erst an der äußersten Peripherie stärker nach aufwärts als das mittlere Knöpfchen, so daß letzteres wie in einem Becher saß (Taf. I, Fig. 3 rechts). Während das ganze Gebilde sich weiter entwickelte, bekam das mittlere Knöpfchen an seiner Basis eine ringförmige Anschwellung (Taf. I, Fig. 4 und 5). Es waren nun an der jungen Blüte drei Teile zu unterscheiden: der primäre Wulst, in dessen mittlerer Vertiefung ein Höcker mit ringförmigem Wall sich befand. Die nächsten Stadien (Taf. I, Fig. 6 und 7) zeigen, wie der ringförmige Wall nun rasch über den mittleren Knopf emporwächst und diesen umschließt, wodurch er sich als Integument, der von ihm eingeschlossene Teil als Nucellus dokumentiert. Der primäre Wulst konnte vorderhand nicht gedeutet werden; er ist den drei bis fünf Samenanlagen gemeinsam, die sich in der Achsel eines Tragblattes nach und nach (nie gleichzeitig!) entwickeln; dies sieht man besonders deutlich an tangentialen Längsschnitten, welche alle Samenanlagen einer Blüte gleichzeitig treffen (Taf. I, Fig. 8).

Der weitere Verlauf der Entwicklung ist wohl überraschend; der primäre zarte Wulst bleibt jetzt im Wachstum nicht nur relativ zurück, während die Samenanlagen rasch an Größe zunehmen, sondern die Zellteilung geht so vor sich, daß der Wulst gewissermaßen in der Samenanlage aufgeht, buchstäblich von ihr verbraucht wird (Taf. I, Fig. 9, 10, 11, 12, 13). Die Ovula wachsen empor und werden dicker, der Wulst streckt sich zu einer Art Stiel derselben (Taf. I, Fig. 14).

Nachdem der primäre Wulst fast völlig als solcher verschwunden ist, beginnt hinter der Samenanlage sekundär die Entwicklung eines neuen Wulstes (Taf. I, Fig. 15 und 16). Drei bis sieben solche sekundäre Wülste entstehen, unabhängig

von der Zahl der Samenanlagen, hinter diesen an der Basis jedes Tragblattes. Die Ovula wachsen nun rasch, werden nach Absonderung eines Flüssigkeitstropfens bestäubt und verschließen ihre Mikropyle. Gleichzeitig tritt unterhalb der Basis, welche dem Deckblatt und den sekundären Wülsten gemeinschaftlich ist, also im axilen Teil, lebhaftes interkalares Wachstum nach der Längen- und Dickendimension ein (Taf. I, Fig. 17, 18, 19); dadurch wird das Deckblatt emporgehoben, welches sich nun nicht mehr nennenswert weiter entwickelt — es hat seine Funktion erfüllt und wird nicht mehr benötigt. Die Wülste selbst entwickeln sich rasch über die Ovula hinaus und besorgen durch Verzahnung ihrer verlängerten Epidermiszellen den schützenden Verschluß des ganzen Zapfens. Die Wülste, welche frei oberhalb der Basis des Tragblattes aufstreben, setzen sich auch auf dem axilen Teil der Zapfenschuppe als Erhebungen fort, welche durch Rinnen voneinander getrennt sind (Taf. III, Fig. 1).

Die Druckverhältnisse, welche im rasch heranwachsenden Zapfen herrschen, bedingen eine starke Abplattung der Zapfenschuppen auf ihrer Unterseite sowie rechts und links (Taf. III, Fig. 2, 3, 4), ja sogar eine Abkantung der Samenanlagen und derartige Verschiebung nach den flach gequetschten Seiten, daß die Ovula oft zwischen zwei benachbarten Schuppen zu stehen scheinen und es nur bei Zerlegung des Zapfens mit Sicherheit zu entscheiden ist, welchem Tragblatt sie zugehören (Taf. I, Fig. 20, 21). Dies ist wichtig für die Deutung der weiblichen Blüte von *Juniperus communis*.

Teratologisches.

Ab und zu konnten zwei sekundäre Wülste hintereinander an der Basis des Tragblattes beobachtet werden (Taf. I, Fig. 22). An durchwachsenen Zapfen, die sehr häufig sind, traf ich in der Übergangsregion, oberhalb der eigentlichen Blüten, sterile Zapfenschuppen regelmäßig, die sich nur durch das Fehlen der Samenanlagen und der primären Wülste von den normalen unterschieden; sie hatten ebensolche sekundäre Wülste und durch interkalares Wachstum emporgehobene Bracteen (Taf. I, Fig. 23; Taf. III, Fig 1). Velenovsky erzählt in seiner

»Vergleichenden Morphologie der Pflanzen« (Prag, 1910, III. Teil, p. 766), er habe an solchen durchwachsenen Zapfen Schuppen gesehen, denen zugleich mit den Samenanlagen auch die sekundären Wülste fehlten, woraus er den Schluß zieht, daß diese Wülste zu den Eichen gehören. Auch Bayer (Beihefte zum Bot. Zentralblatt, 1907) gelangt auf Grund ähnlicher Beobachtungen zum gleichen Schluß. Auf der Zeichnung Taf. I, Fig. 23, sehen wir im sterilen Teil des Zapfens oberhalb einer unfruchtbaren Zapfenschuppe mit Wülsten eine solche verdickte Nadel ohne Wülste, zweifellos ein Übergangsgebilde zu den darüberstehenden normalen Nadeln. Wäre der Wulst ein Bestandteil des Ovulums, so dürfte er nie zu sehen sein, wenn letzteres fehlt, was nicht der Fall ist.

Anatomisches.

Es wurden nun die Schnitte, die sowohl Längs- wie Querschnittserien waren, auf das anatomische Detail untersucht.

Das junge Tragblatt, in dessen Achsel die primären Wülste stehen, auf denen sich später Samenanlagen bilden, zeigt das typische Bild einer jungen *Cryptomeria*-Nadel; es ist im Querschnitt dreieckig (es plattet sich erst im Heranwachsen durch die Druckverhältnisse im Zapfen ab, Taf. I, Fig. 20 und 21), kehrt eine abgestumpfte Kante nach außen, besitzt vor dieser einen Harzkanal von lysigenem Ursprung und zwischen Harzkanal und Rhachis ein Leitbündel. Dieses kommt aus der Hauptachse, durchzieht die Bractee unverzweigt und kehrt sein Leptom dem Harzkanal, sein Hadrom der Rhachis zu. Wir können auch Transfusionsgewebe sehen; Bernard benennt dieses nach seiner Entstehungsweise ebenso wie die dem Protoxylem vorgelagerten Tracheiden »bois centripète«. Es besteht aus fast isodiametrischen, weiten Tracheiden mit Hoftüpfeln, oft mit spiraligen oder netzartigen Wandverdickungen; dieses Gewebe nimmt gegen die Blattspitze an Mächtigkeit zu (Taf. I, Fig. 24).

Der primäre Wulst besteht aus denselben zartwandigen, protoplasmareichen, großkernigen Zellen wie der Nucellus und das Integument, färbt sich auch ebenso an wie diese Gebilde. Doch besitzt das Integument, welches sich bis zu sechs

größtenteils chlorophyllhaltigen Zellschichten verdickt, eine wirkliche Epidermis mit papillös hervorragenden Zellen, die nach außen eine Wandverdickung zeigen; dem primären Wulst fehlt eine solche.

Anders sieht der sekundäre Wulst aus. Hier dringen schon in einem verhältnismäßig jungen Stadium in das meristematische Gewebe axile Elemente ein; wir sehen kleinkernige, großlumige Zellen, die wenig Protoplasma führen und vielleicht die Leitung unterstützen. In den heranwachsenden Wülsten entstehen bald Harzgänge und Leitbündel, die mit jenem des Deckblattes in keinem Zusammenhang stehen. Ebenso bilden sich Harzgänge und neues Leitungsgewebe in jener Partie, welche unter der Basis des Tragblattes durch interkalares Wachstum sich vergrößerte und nun immer mehr Achsencharakter annimmt.

Um nun die anatomische Beschaffenheit der reifen Zapfenschuppe und ihrer Teile zu prüfen, wählte ich Blüten, deren Ovula bereits die Mikropyle verschlossen hatten; nach Entfernung der Samenanlagen wurden Querschnittserien gemacht. Diese ergaben in bezug auf die Lagerung der Leitbündel wichtige Resultate. An den obersten Schnitten der Serie konnten auch in diesem reifen Zustande noch die Eigenheiten des Deckblattes wiedergefunden werden; wir sehen in Taf. I, Fig. 25, den dreieckigen Querschnitt, einen Harzkanal mit dem zugehörigen Leitbündel; auch konnten noch Spaltöffnungen konstatiert werden; in dieser Höhe der Schnittführung wurde auch einer der aufstrebenden Wülste getroffen, er zeigt kein Leitbündel. Taf. I, Fig. 26, zeigt das Tragblatt verbreitert, drei Wulstquerschnitte, deren mittelster eine vereinzelte Xylemzelle besitzt. Taf. I, Fig. 27, weist einen Schnitt, der vier Wülste trifft; einer derselben hat zwei Leitbündel; in noch älteren Zapfenschuppen findet man bis zu vier Mestomen in einem Wulst. Taf. II, Fig. 28, belehrt uns darüber, daß die Lagerung der Bündel in den Wülsten keinesfalls so regelmäßig ist, als gewöhnlich angegeben wird; sie liegen durchaus nicht in einer Ebene und kehren ihr Xylem auch nicht immer dem Deckblatt zu. Letzteres hat jetzt seinen Blattcharakter bereits verloren, obzwar sich die Schnitthöhe noch oberhalb der Trennungs-

stelle von Tragblatt und Wülsten befindet. Es sind noch drei, weiter unten (Taf. II, Fig. 29) sogar vier akzessorische Bündel hinzugekommen. Auf letzterem Schnitte sind die Wülste knapp oberhalb ihrer Vereinigung mit dem rückwärtigen Teil der Zapfenschuppe durchquert; sie sind bereits untereinander fast gänzlich verschmolzen. Hier sowie in Taf. II, Fig. 30, sehen wir ziemlich regellos verteilte neue Harzkanäle auftreten, denen die zugesellten Bündel das Phloem zukehren. Die Anordnung der Mestome ergibt beiläufig die Figur einer unregelmäßig abgeflachten Ellipse. Führen wir den Schnitt noch tiefer durch die Zapfenschuppe, so erhalten wir das Bild einer jungen Achse, sämtliche Xyleme sind dem Zentrum zugewendet (Taf. II, Fig. 31). (Dieser letzte Schnitt gehört einer älteren Zapfenschuppe an; ich zeichne einige der zahllosen Sklereiden und Hydrostereiden, welche der Schneidetechnik so große Schwierigkeiten entgegensetzen.)

In den Wülsten selbst überrascht nebst der regellosen Anordnung des Leitungsgewebes das regellose Verhalten der Bestandteile desselben Bündels zueinander; manchmal zieht das Leptom ganz getrennt vom Hadrom, wir finden konzentrische (und zwar meist hadrozentrische) Bündel, dann solche, in denen das Phloem in mächtiger Sichel das Xylem umzieht und flankiert, ja manchmal bikollaterale Bündel, wobei aber zwei Hadrome das Leptom einschließen — ein ganz abnormes Verhalten!

Deutung.

Fassen wir die gewonnenen Resultate zusammen, so sehen wir uns vor die merkwürdige Tatsache gestellt, daß zwei Wülste von verschiedenem Alter, die bei der Entwicklung der Blüte verschiedene physiologische Funktion haben, zeitlich aufeinander folgen. Der primäre Wulst verschwindet nach völliger Ausbildung der Samenanlage, der sekundäre Wulst entsteht sodann, wächst nach der Bestäubung lebhaft heran und übernimmt den Schutz des reifenden Gametophyten und neu entstehenden Sporophyten. Es ist nun nicht anzunehmen, daß der primäre Wulst, der die Samenanlage zur Entwicklung brachte, nach deren völligen Ausbildung verschwindet, um einem zweiten Wulst von gleichem morphologischem Werte

Platz zu machen. Der primäre Wulst wird also anders zu deuten sein wie der sekundäre.

Versuchen wir erst die Deutung des letzteren, die uns nicht schwierig erscheint, weil seine Entwicklung sowie anatomische Beschaffenheit sich eng an die bei *Larix* anlehnt. Wir sehen hier wie dort erst nach der Bestäubung der Samenanlagen zwischen diesen und dem Tragblatt Wülste heranwachsen, ja bei *Cryptomeria* werden sie erst nach völliger Ausbildung der Eichen angelegt; schon durch diese verspätete Entstehung ist die Deutung der Wülste als Fruchtblatt ausgeschlossen; hier wie dort ist die Anordnung des Leitungsgewebes eine solche, daß wir weder von einem Blatt noch von einer wirklichen Achse sprechen dürfen; wir sehen, daß die Wülste parallel zum Deckblatt aus einer basalen Partie aufstreben, die deutlich Achsencharakter zeigt; wir sehen die Wülste aus dieser Achse, der auch die Blüten inseriert sind, ihre Leitbündel erhalten; wir sehen diese Leitbündel sich ziemlich regellos anordnen und nur im großen und ganzen mit den Leitbündeln des Deckblattes eine unregelmäßig abgeflachte Ellipse bilden. Hebe ich noch hervor, daß die Wülste auf der Zapfenschuppe erhalten bleiben, auch wenn die Ovula fehlen (ein Beweis, daß sie nicht als Bestandteile der Samenanlagen gedeutet werden können), ferner, daß sich zwischen die normalen Wülste und das Deckblatt häufig eine zweite Reihe von Wülsten einschiebt, die ebenfalls aus der verlängerten Achse entspringen, so wird man mir wohl gestatten, diese Wülste als eine sekundäre Wucherung der Achse zu bezeichnen, wie wir es bei *Larix* getan haben. Während aber bei den Abietineen sich die sekundäre Wucherung nur vor dem Tragblatt ausbildet und dieses selbst in seiner Lage und oft auch Größe erhalten bleibt (in manchen Fällen wächst es in gleichem Maße wie die Wucherung vor ihm), wird bei *Cryptomeria* das Deckblatt emporgehoben, indem sich die Achse unterhalb der Bractee streckt; schließlich kann als Deckblatt an der reifen Zapfenschuppe nur mehr die oberste Partie des Teiles bezeichnet werden, der hinter den Wülsten liegt. Die drei bis sieben Wülste auf der Zapfenschuppe entsprechen also der Fruchtschuppe der Abietineen und können auch so genannt werden;

der oberste Teil des nach außen wegstarrenden Spitzchens entspricht dem Tragblatt, früher Deckschuppe genannt.

Fragen wir uns jetzt nach dem morphologischen Wert des primären Wulstes, der jedenfalls ein anderer ist als der des sekundären, also keine Achsenwucherung ist, so müssen wir ihn für ein reduziertes Fruchtblatt erklären. Er wird früher angelegt als die Ovula, geht aber bei der Entwicklung der letzteren ganz in diese auf. Bei *Cycas* wird bekanntlich das gefiederte Blatt, welches die Samenanlagen trägt, für ein Sporophyll erklärt, bei den Zamioideen tritt schon eine Reduktion desselben ein, bei *Gingko* sehen wir nur mehr eine ringförmige Erhöhung um die Samenanlage herum — und nun beobachten wir einen Wulst, der sowohl in seiner Größe als in seiner Lebensdauer bedeutend reduziert ist; wir halten ihn für den letzten Rest des Fruchtblattes, das bei den phylogenetisch jüngeren Gymnospermen noch mächtig entwickelt ist. Da nun phylogenetische Untersuchungen ergaben, daß jedem Ovulum der Cupressaceen ein Fruchtblatt entspricht, müssen wir sagen, daß im Jugendzustande der weiblichen *Cryptomeria*-Blüte mehrere seitlich verschmolzene, reduzierte Fruchtblätter sichtbar sind, die beim Heranwachsen der Samenanlagen allmählich verschwinden.

Vergleichende Morphologie.

Da die Untersuchung der Zapfenschuppen von *Larix* und *Cryptomeria* zu ähnlichen Resultaten geführt hat, liegt die Versuchung nahe, die typischen Formen der Coniferenblüten daraufhin zu prüfen, ob wir die eben gewonnenen Resultate verallgemeinern dürfen. Ich will zu diesem Zwecke die systematischen Hauptgruppen durchmustern und halte mich dabei an Wettstein's Handbuch für systematische Botanik (II. Auflage, 1910).

Ich möchte nur vorausschicken, daß wir die Bildung einer flachen Zapfenschuppe selbstverständlich dort nicht erwarten dürfen, wo wir von der Infloreszenz (die stets — wenn auch verarmt — vorhanden) nur eine einzelne oder gepaarte, scheinbar endständige Blüte erblicken; in solchen Fällen tritt als Blütenschutz meist eine ringförmige Bildung auf, die sich

mit den flachen Zapfenschuppen schwer morphologisch vergleichen läßt.

Indem ich die eben besprochenen Fälle von der Untersuchung ausschließe, möchte ich aus der ersten Hauptgruppe der *Taxaceae* zunächst *Cephalotaxus* erwähnen, das in seiner Zapfenschuppe verhältnismäßig wenig Ähnlichkeit mit jenen der Coniferen zeigt. Ich bringe die Zeichnung des obersten Teiles einer weiblichen Infloreszenz von *Cephalotaxus pedunculata* Sieb. et Zucc. in starker Draufsicht (Taf. III, Fig. 5), um jene Anschwellungen zu zeigen, welche zwischen den beiden Samenanlagen sowie zu ihren Seiten nach der Befruchtung entstehen und einen schützenden, becherförmigen Wulst bilden.

Der mittlere Höcker ist, wie die Untersuchungen von Spieß ergaben, nichts Konstantes; er kann auch fehlen oder übermäßig entwickelt sein; nie ist er mit den Samenanlagen in einer Ebene, sondern mit der Achse des Tragblattes mehr oder weniger verschmolzen. Es wurden Anamorphosen von Spieß und Worsdell beobachtet, die an Stelle des normalen Höckers ein dekussiertes Paar von Samenanlagen zeigen, von denen manchmal nur eine entwickelt ist. Spieß folgert daraus, der mittlere Höcker sei »das in ein Karpid aufgehende Achsenende«.

Ich kann diesem Schluß nicht beipflichten. Ich würde aus der Stellung des normalen Höckers hinter den Eichen, seiner Verschmelzung mit der Achse, seinem Heranwachsen nach der Befruchtung auf eine Achsenwucherung schließen wie bei *Cryptomeria*, die sich aber nur als wulstige Erhebung hinzieht, wie es im unteren Teil der Zapfenschuppe der genannten Conifere der Fall ist. Daß an Stelle des mittleren Höckers ein dekussiertes Paar von Samenanlagen auftreten kann, beweist (ebenso wie die von mir und anderen beschriebenen Anamorphosen von *Larix*), daß bei Durchwachsungen der Blütenachse mehr als ein Blattpaar fertil werden kann.

Aus der zweiten Hauptgruppe, den Cupressaceen, habe ich von der ersten Unterfamilie der Taxoideen bereits die Zapfenschuppe der *Cryptomeria japonica* Don beschrieben. Denselben Typus zeigt in erhöhtem Maße *Glyptostrobus hetero-*

phyllus Endl. (Taf. III, Fig. 6). Auch hier sehen wir einen sehr kräftig entwickelten axilen Teil, vorn aufstrebende, als Fruchtschuppen zu bezeichnende Achsenwucherungen, die selbst wieder Auswüchse tragen. Der starr nach rückwärts wegstrebende Teil dürfte der Hauptsache nach aus dem Deckblatt hervorgegangen sein.

Von der zweiten Unterfamilie der Cupressoideen zeichne ich das Zäpfchen einer *Libocedrus decurrens* Torr. (Taf. III, 7*a* und *b*); hier ist vom Deckblatt nur mehr ein kleines Spitzchen, von der Fruchtschuppe nur mehr ein kleiner Wulst zu sehen, den Hauptanteil an der Zapfenschuppe liefert die Achse derselben.

Dasselbe ist auch bei *Thujopsis dolabrata* Sieb. et Zucc. (Taf. III, Fig. 8) der Fall; nur überwiegt hier gegenüber der Fruchtschuppe der nach aufwärts ragende Teil der Zapfenschuppe, dessen oberste Spitze wohl dem Tragblatt entspricht.

Bei *Cupressus fastigiata* DC. (Taf. III, Fig. 9) ist die Bildung der Zapfenschuppe ein wenig anders. Hier entsteht nach völliger Ausbildung der Blüte sowohl auf der Ober- wie auf der Unterseite des Tragblattgrundes eine Anschwellung, die rasch nach allen Dimensionen wächst und eine Art Schild nach außen zu bildet, in dessen Mitte das Deckblatt als starre Spitze stehen blieb.

Etwas mehr Schwierigkeiten macht die Deutung der Blüte von *Juniperus communis* L. Wir werden diese besser verstehen, wenn wir die drei Sektionen der Gattung im Zusammenhang betrachten. Die Sektion *Oxycedrus* besitzt normalerweise nur einen dreizähligen, fertilen Blattkreis mit im ganzen drei Samenanlagen, deren Stellung (scheinbar zwischen den Deckblättern) Kubart zu seiner irrtümlichen Auffassung veranlaßte. Er erklärte die Samenanlage für achsenbürtig und dem nächst höheren, dekussiert stehenden Blattwirtel homolog. Die zweite Sektion *Arcenthos* besitzt zwei bis vier dreiblättrige, dekussierte Blattwirtel, von denen meist nur der oberste fruchtbar ist (nach Antoine und Kotschy; Eichler gibt an, es wäre in der Regel einer der mittleren Blattkreise fertil); hier sitzt vor jedem Tragblatt eine Samenanlage ganz median. Die dritte Sektion *Sabina* hat zwei dekussierte Blattpaare, von denen

das untere fruchtbar ist und je zwei Samenanlagen vor jeder Bractee trägt.

Dies gibt zu denken; im obersten Wirtel sind die Raumverhältnisse derartig begrenzte, daß es nur zur Ausbildung von je einer Samenanlage kommen kann. Wird der zweite Kreis fertil, wie es bei *Sabina* stets, bei *Juniperus communis* als häufige Abnormität vorkommt, dann ist der herrschende Druck geringer, es können sich im unteren Blattkreis die Samenanlagen entweder einzeln entwickeln und dann median stellen (wie es auf einer von mir gesehenen Abnormität der Fall ist, Taf. III, Fig. 10 und 11) oder sie entwickeln sich paarig in der Blattachsel; dann rücken sie aus der Mitte heraus (O. Renner und Aug. Bayer beschreiben solche Fälle).

Wer nun gesehen hat, wie in den Infloreszenzen der heranwachsenden *Cryptomeria* die Zapfenschuppen sich allmählich gegeneinander abplatten und flach quetschen, so daß die Samenanlagen ihre Rundung verlieren, kantig werden und schließlich zwischen die Zapfenschuppen gedrängt erscheinen, muß dann doch zur Ansicht kommen, daß es bei *Juniperus communis* der Raummangel ist, der die Ovula zu fünfkantigen Körpern macht, welche zwischen je zwei Deckblätter eine Kante schieben und eine zu diesen dekussierte Stellung vortäuschen (Taf. III, Fig. 12). Bayer sah an einem abnormen Beerenzapfen die seitliche Ansatzstelle des Eichens am Deckblatt. Sehr lehrreich in dieser Hinsicht ist die Zeichnung einer abnormen *Juniperus phoenicea* L. (= *Sabina Phoenicea*), die ich nach Antoine wiedergebe (Taf. III, Fig. 13). Wir sehen drei fruchtbare, dekussierte Blattpaare, von denen das mittlere ganz normal je zwei Ovula ausgebildet hat; das unterste hat nur ein einzelnes, seitlich stehendes Eichen, der oberste Blattkreis konnte überhaupt nur ein Eichen ausbilden — man sieht, wie der Raummangel wirkt!

Alle Beobachter der Entwicklung von *Juniperus communis* erzählen, daß erst nach der Befruchtung an der Rhachis unterhalb des Deckblattes eine fleischige Anschwellung entsteht, welche die Bractee in die Höhe hebt, auch nach innen fortwuchert und den Zusammenschluß der einzelnen Wucherungen zum Beerenzäpfchen verursacht. Kubart findet, daß

die Leitbündel in diesem fleischigen Gebilde unterhalb des Tragblattes zu einer Ellipse angeordnet sind, die Xyleme nach dem Zentrum derselben kehrend; da ist der Schluß wohl nicht zu kühn, daß wir es auch hier sowie bei den früher besprochenen Gattungen mit einer Achsenwucherung zu tun haben, auf der nach rückwärts das Deckblatt, nach innen die Fruchtschuppe steht.

Aus der dritten Coniferengruppe, den Abietaceen, wurde die Fruchtschuppe der Gattung *Larix* von mir im Jahre 1909 untersucht und beschrieben.

Wir können nun — wenn wir die verarmten Infloreszenzen mit endständigen Blüten von dieser Betrachtung ausschließen — an jeder Zapfenschuppe nach vollendeter Ausbildung der Samenanlage drei Hauptteile unterscheiden: 1. einen axilen Teil, der manchmal seinen Sproßcharakter auch in der Form durch kreisförmigen Querschnitt zum Ausdruck bringt (z. B. bei *Larix*), manchmal sich abflacht, ohne aber je die kreis- bis ellipsenförmige Anordnung der Leitbündel aufzugeben; diese Schuppenachse kann kurz sein (*Larix*) oder sich durch interkalares Wachstum bedeutend strecken (*Cryptomeria*, *Cupressus*); 2. sehen wir das Tragblatt, in dessen Achsel die Blüten angelegt werden und das manchmal sein Wachstum früh einstellt und relativ klein bleibt (*Pinus*), manchmal kräftig weiter wächst (*Tsuga Douglasii*). Ist die Schuppenachse verlängert, so ist die Trennungsstelle zwischen Tragblatt und Fruchtschuppe weit auf die Zapfenschuppe hinaufgerückt, bleibt die Achse kurz, so trennen sich beide Gebilde in der Nähe der Blüteninsertion; 3. sehen wir eine Neubildung, die Fruchtschuppe genannt wird und eine Achsenwucherung ist; sie besteht bald aus einem, bald aus mehreren Wülsten, welche erst nach vollendeter Blütenausbildung heranwachsen.

Zusammenfassung.

1. Das jüngste Stadium der Blüte von *Cryptomeria japonica* Don besteht aus einem primären Wulst in der Achsel einer wirklichen Nadel, einer Bractee.

2. Auf dem zarten, primären Wulst bilden sich die Samenanlagen bis zu fünf in einer Blüte; das Integument ist bis

sechs Zellschichten dick, enthält Chlorophyll und besitzt eine Epidermis. In dem Maße, als die Eichen wachsen, wird der Wulst aufgebraucht; er dokumentiert sich als rudimentäres Fruchtblatt.

3. Nach dem Verschwinden desselben entstehen hinter den Samenanlagen sekundäre Wülste, die sich in ihrer Entstehungsweise und Anatomie bedeutend vom primären Wulst unterscheiden; sie werden als Achsenwucherungen, Fruchtschuppen bezeichnet.

4. Die Achse des Tragblattes streckt und verdickt sich durch interkalares Wachstum und hebt sowohl das Tragblatt wie die Wülste empor.

5. Wir unterscheiden an der reifen Zapfenschuppe drei Hauptteile: die Schuppenachse, die Fruchtschuppe, das Tragblatt; bei *Cryptomeria japonica* reicht die Schuppenachse noch über die Ansatzstelle der Fruchtschuppe hinaus.

6. Diese drei Hauptteile lassen sich bei allen Coniferen, welche eine flache Zapfenschuppe besitzen, nachweisen.

Historisches.

In meiner Arbeit über die Morphologie der Fruchtschuppe von *Larix* zählte ich 18 mir bekannte verschiedene Deutungen der Coniferenfruchtschuppe auf. Seither ist über dieses Thema nichts wesentlich Neues gesagt worden; Bayer's Abhandlung: »Über die weiblichen Blüten der Cupressineen nebst Bemerkungen über *Cryptomeria*« ist mir erst nachträglich zu Gesicht gekommen; sie enthält die Anwendung von Velenovsky's Deutung der Fruchtschuppe von *Larix* auf *Cryptomeria*. Bayer meint, jeder Wulst sei ein fertiles Phyllom (Karpell); die Achse des axillaren Sprosses, zu welchem diese Wülste gehören, sei verkümmert.

Literatur.

1. Antoine Fr., Die Cupressineengattungen *Arcenthos*, *Juniperus* und *Sabina*. Wien, PP. Mechitaristen, 1857.
2. — und Kotschy, Coniferen des ilicischen Taurus. Wien, 1855.
3. Bayer Aug., Zur Deutung der weiblichen Blüte der Cupressineen nebst Bemerkungen über *Cryptomeria*. Beihefte zum Bot. Zentralblatt, 1907.
4. Beissner L., Handbuch der Nadelholzkunde. Berlin, 1891.
5. Berg und Schmidt, Darstellung und Beschreibung der offizinellen Gewächse. IV. Leipzig.
6. Bernard, Le bois centripète dans les feuilles des Conifères. Beihefte zum Bot. Zentralbl., 17, 1904.
7. Čelakovsky, Die Gymnospermen. Abhandl. der böhm. Ges. der Wissensch., VII, 4, Prag, 1890.
8. — Nachträge dazu. Engler's Jahrb., XXIV. Bd.
9. — Neue Beiträge zum Verständnis der Fruchtschuppe der Coniferen. Jahrb. f. wissensch. Bot., XXXV, 1900.
10. Eichler W., Blütendiagramme, Bd. I, 1875.
11. — Über die weibliche Blüte der Coniferen. Monatsber. der Akad., Berlin, 1881.
12. — Über Bildungsabweichungen bei Fichtenzapfen. Sitzungsber. der k. Akad. der Wissensch. zu Berlin, 1882.
13. — Coniferae in Engler u. Prantl's Natürl. Pflanzenf., II, 1 (1889).
14. Hempel G. und Wilhelm K., Die Bäume und Sträucher des Waldes. Wien und Olmütz.
15. Herzfeld St., Zur Morphologie der Fruchtschuppe von *Larix decidua* Mill. Sitzungsber. der k. Akad. der Wissensch., Wien, 1909.
16. Kirchner, Loew und Schröter, Lebensgeschichte der Blütenpflanzen Mitteleuropas. Stuttgart, 1908.
17. Kubart, Die weibliche Blüte von *Juniperus communis* L. Sitzungsber. der k. Akad. der Wissensch., Wien, 1905.
18. Lawson, The Gametophytes, Archegonia, Fertilization and Embryo of *Sequoia sempervirens*. Annals of Bot., 1904.

19. Lawson, The Gametophytes, Fertilization and Embryo of *Cryptomeria japonica.* Annals of Bot., 1904.
20. Modry A., Beiträge zur Morphologie der Cupressineenblüte. 58. Jahresber. über die k. k. Staatsrealschule III. Bezirk, Wien, 1909.
21. Parlatore, Coniferae, De Candolle's Prodromus, Vol. XVI, pars II (1868).
22. Pilger R., Die Morphologie der weiblichen Blütensprosse von *Taxus.* Bot. Jahrb., XLII, 1909.
23. Renner O., Über die weibliche Blüte von *Juniperus communis* L. Flora, XCVII, 1907.
24. Schumann K., Über die weiblichen Blüten der Coniferen. Verhandl. des bot. Vereins der Prov. Brandenburg, 1902, XLIV.
25. Spieß K. v., *Gingko, Cephalotaxus* und die Taxaceen. Öst. bot. Zeitschr., 1902 und 1903.
26. Strasburger E., Die Coniferen und die Gnetaceen. Jena, 1872.
27. — Die Angiospermen und die Gymnospermen. Jena, 1879.
28. Thomas F., Zur vergleichenden Anatomie der Coniferenlaubblätter. Jahrb. f. wissensch. Bot., IV (1865).
29. Van Tieghem M. Ph., Anatomie comparée de la fleur femelle et du fruit des Cycadées, des Conifères et des Gnetacées. Annales des sc. nat., V. Serie, Vol. X, 1869.
30. Velenovsky J., Zur Deutung der Fruchtschuppe der Abietineen. Regensburger Flora, 1888.
31. — Einige Bemerkungen zur Morphologie der Gymnospermen. Beihefte zum Bot. Zentralbl., XIV, 1903.
32. — Vergleichende Morphologie der Pflanzen, III. Teil, Prag, 1910.
33. Vierhapper Fr., Entwurf einer neuen System. der Coniferen. Jena, 1910.
34. Wettstein R. v., Handbuch der systemat. Bot., II. Auflage, 1910.
— Die weibliche Blüte von *Gingko.* Öst. bot. Zeitschr., 1899, Nr. 12.

36. Worsdell W. C., The Structure of the female »Flower« in *Coniferae*. Annals of Botany, XIV (1900).

37. — The Morphology of the »Flowers« of *Cephalotaxus*. Annals of Botany, XV (1901).

Figurenerklärung.

In allen Figuren der Tafeln I und II bedeutet: V = Vegetationskegel, D = Deckblatt, Dst = steriles Deckblatt, Df = fertiles Deckblatt, W_1 = primärer Wulst, O = Ovulum, I = Integument, N = Nucellus, W_2 = sekundärer Wulst, H = Harzkanal, R = Rhachis; wenn Leitbündel gezeichnet werden, ist der schwarze Teil als Xylem, der punktierte als Phloem zu deuten, T = Transfusionsgewebe, Skl = Sklereiden, Hst = Hydrostereiden. Alle Schnitte, bei denen nicht ausdrücklich das Gegenteil hervorgehoben wurde, sind radiale Längsschnitte.

Tafel I.

Fig. 1 und 2. Entstehung des primären Wulstes = des Fruchtblattes.

» 3. Anlage des Ovulums.

» 4. Erste Differenzierung von Integument und Nucellus.

» 5, 6, 7. Ausbildung der Samenanlage.

» 8. Tangentialer Längsschnitt.

» 9, 10, 11, 12, 13. Heranwachsen der Samenanlage unter gleichzeitiger Reduktion des Fruchtblattes.

» 14. Tangentialer Längsschnitt; der primäre Wulst streckt sich zu einer Art Stiel des Ovulums.

» 15 und 16. Entstehung des sekundären Wulstes = der Fruchtschuppe.

» 17, 18 und 19. Interkalares Wachstum der Schuppenachse, gleichzeitig Hinaufheben des Deckblattes.

» 20. Querschnitt durch eine halbierte weibliche Infloreszenz, zeigt die Abplattung der Zapfenschuppen und Eichen durch Druck; D_1 ist im obersten Teil getroffen und zeigt hier noch Nadelquerschnitt, D_3 bereits Achsencharakter; das zu D_2 gehörende Ovulum O_2 stellt sich mit einer Fläche zwischen D_2 und D_3.

» 21. Ebenso bei tieferer Schnittführung.

» 22. Zapfenschuppe an durchwachsenen Zäpfchen, abnorm; es stehen zwei sekundäre Wülste hintereinander.

» 23. Durchwachsenes Zäpfchen; oberhalb der Querlinie steriler Teil, darunter der fertile Teil.

» 24. Einzelnes Leitbündel aus dem Deckblatt im Querschnitt.

» 25, 26, 27. Querschnitte durch eine reife Zapfenschuppe, von oben beginnend; nähere Erklärung im Text.

Tafel II.

Fig. 28, 29, 30. Fortsetzung der Querschnittserie.

» 31. Querschnitt durch die Schuppenachse einer ganz erwachsenen Zapfenschuppe; man sieht die konzentrische Lagerung der Leitbündel, große Sklereiden und Hydrostereiden.

Tafel III.

In allen Figuren bedeutet D = Deckblatt, W = sekundärer Wulst, Sch = Schuppenachse, O = Ovulum, Z = Zapfenschuppe.

Fig. 1. Sterile Zapfenschuppe von *Cryptomeria japonica* Don.

» 2. Fertile Zapfenschuppe von *Cryptom. japonica*, von der Seite gesehen.

» 3. » » » » » » innen »

» 4. » » » » » » außen »

» 5. Oberster Teil der weiblichen Infloreszenz von *Cephalotaxus pedunculata* Sieb. et Zucc.; Z_1 und Z_2 oberste, seitlich gesehene Zapfenschuppen, O_1 und O_2 die zugehörigen Ovula, Z_3 oberstes Stück einer Zapfenschuppe des nächst tieferen dekussierten Paares, vom Rücken gesehen, O_3 zugehörige Ovula.

» 6. Zapfenschuppe von *Glyptostrobus heterophyllus* Endl.

» 7*a*. Zäpfchen von *Libocedrus decurrens* Torr.

» 7*a*. Einzelne Zapfenschuppe daraus, seitlich gesehen.

» 8. Zapfenschuppe von *Thujopsis dolabrata* Sieb. et Zucc.

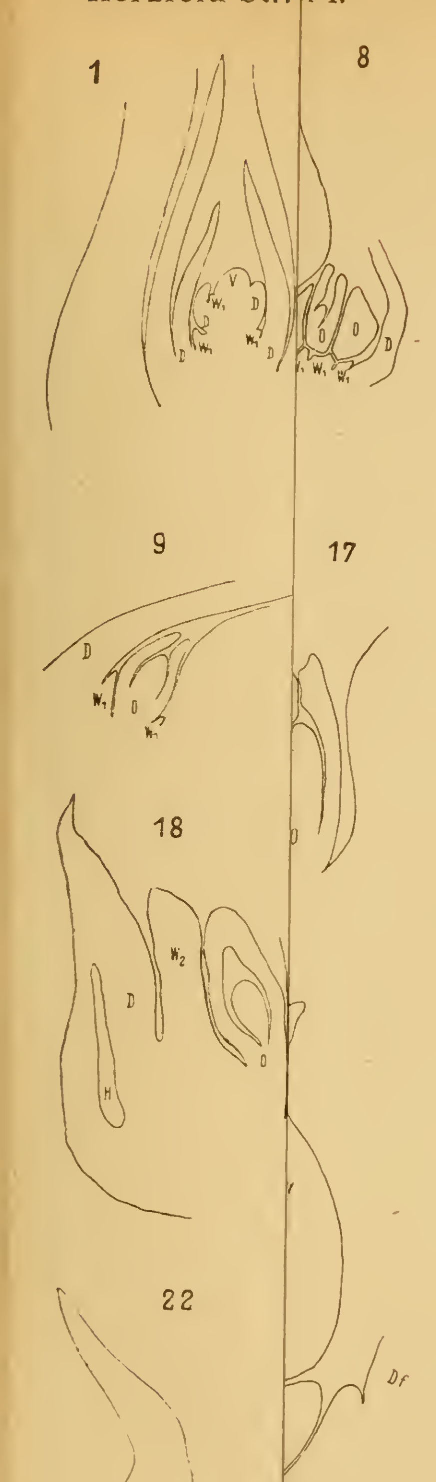
» 9. Zapfenschuppe von *Cupressus fastigiata* DC.

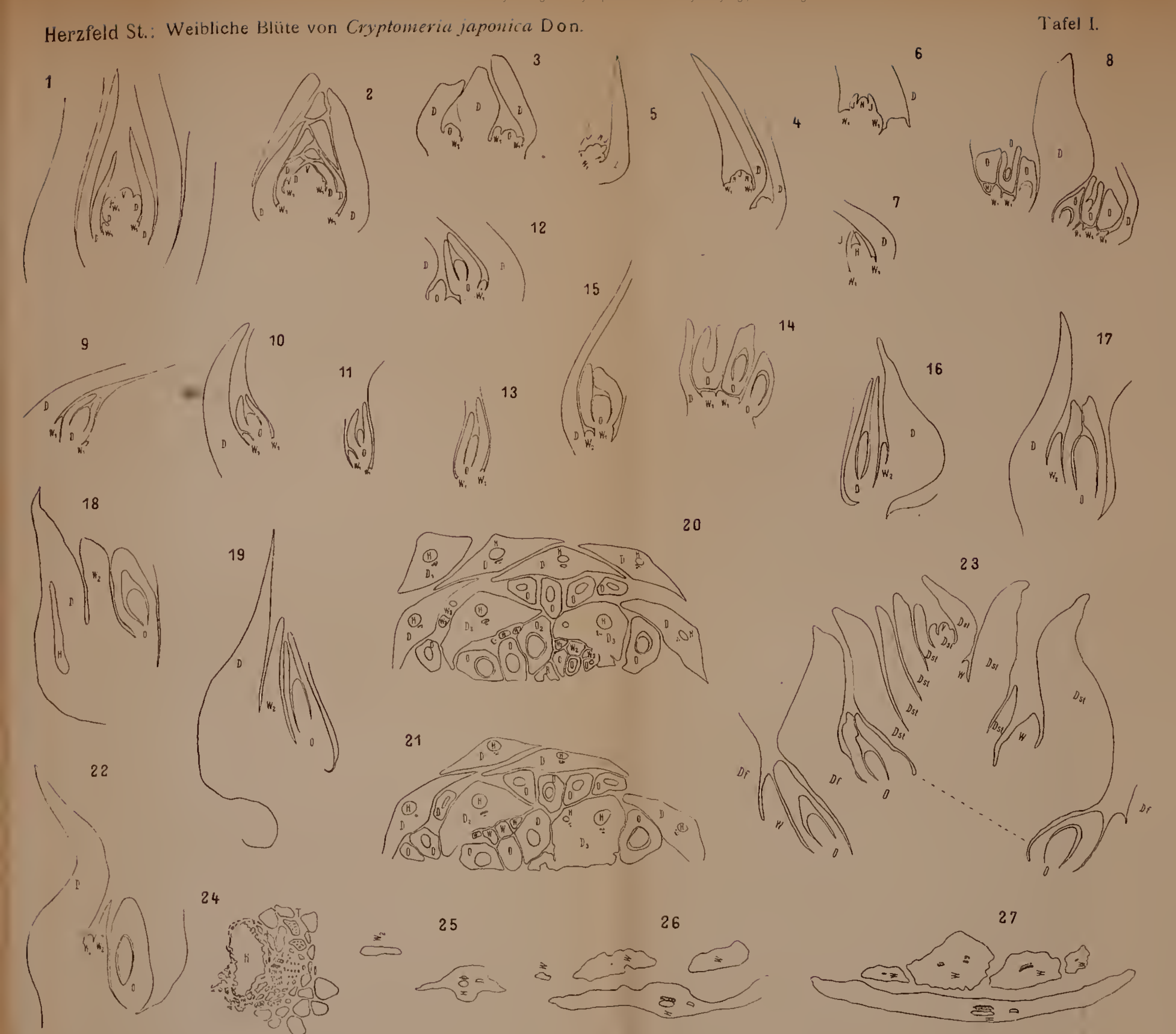
» 10. Abnormer Beerenzapfen von *Juniperus communis* L.

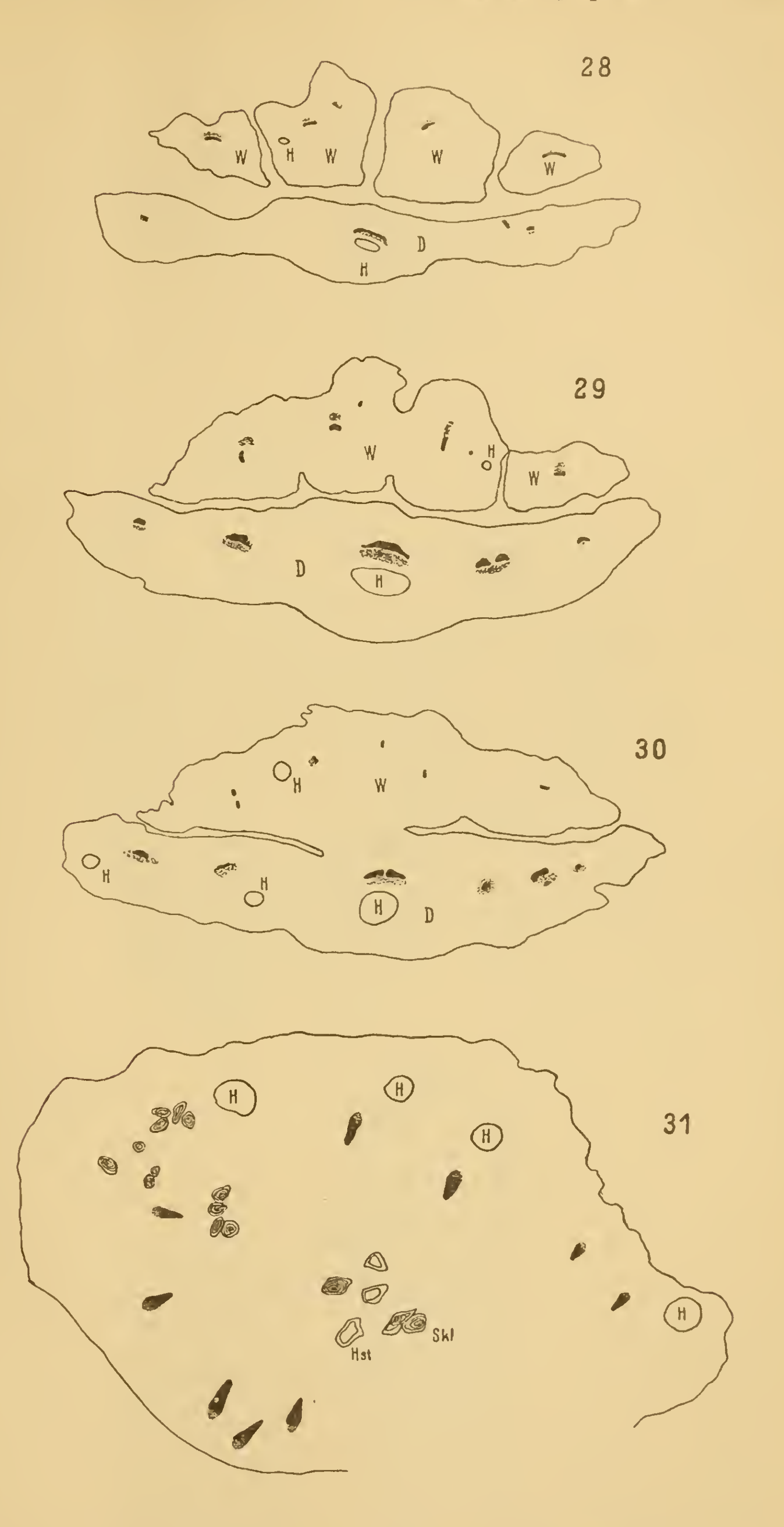
» 11. Querschnitt durch einen solchen; die drei oberen Blätter D_1 sind etwas beiseite gedrängt durch das aufstrebende untere Deckblatt D_2, dieses ist fertil und hat eine Samenanlage in der Mediane, die drei oberen haben zur Seite gedrängte Ovula, von denen in dieser Höhe nur eines zu sehen ist.

» 12. Ebenso, hier ist nur der obere Blattkreis fertil und hat beiseite gedrängte Eichen.

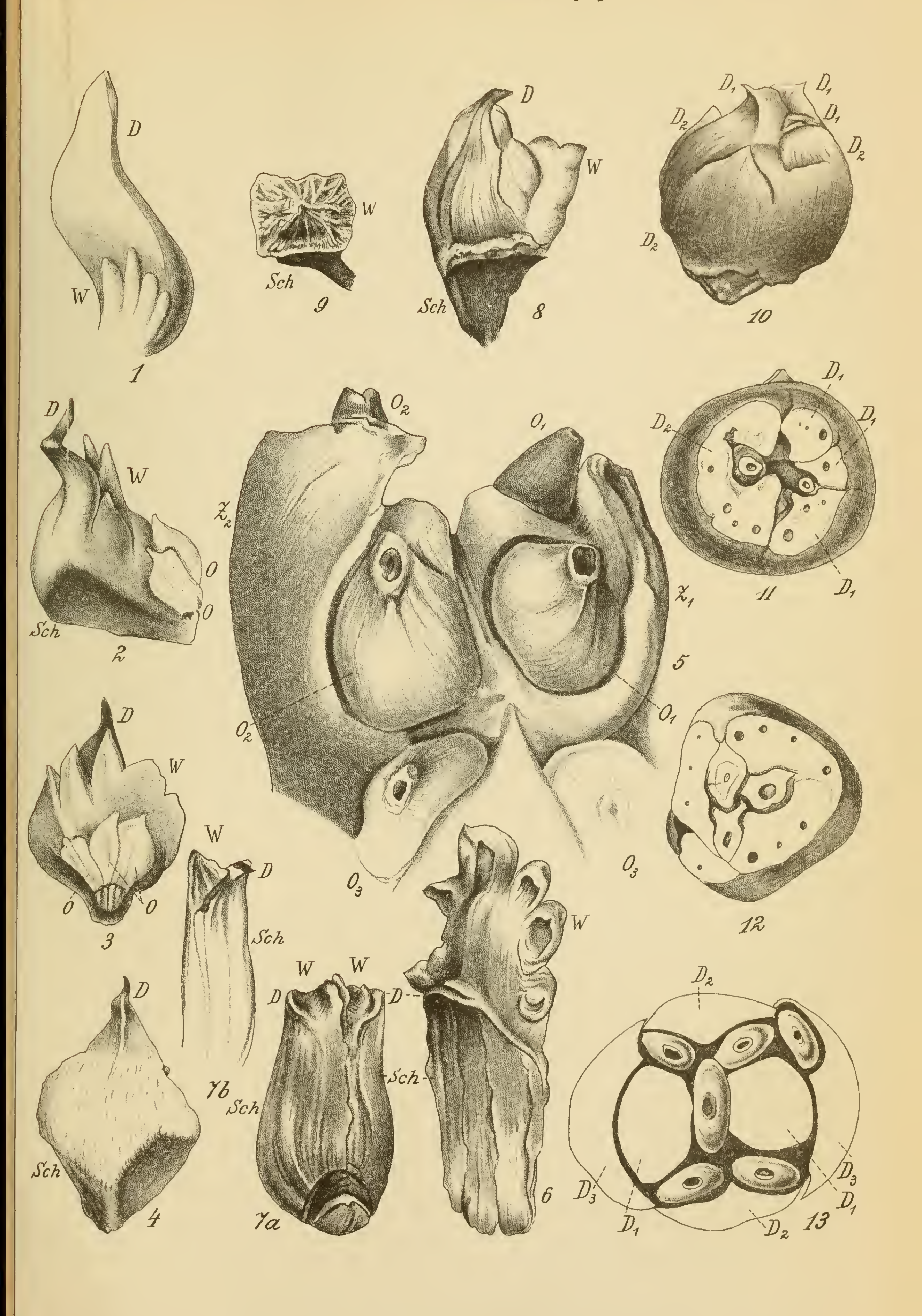
» 13. Querschnitt durch einen abnormen Beerenzapfen von *Juniperus phoenicea* L. nach Antoine; Näheres im Text.


1
8
9
17
18
22
D
W₁
V
O
W₂
H
Df




28
W
H
W
W
W
D
H
29
W
H
W
D
H
30
H
W
H
H
H
D
31
H
H
H
H
Skl
Hst

Herzfeld St.: Weibliche Blüte von *Cryptomeria japonica* Don. Tafel III.



Sitzungsberichte der kais. Akad. d. Wiss., math.-naturw. Klasse, Bd. CXIX, Abt. I, 1910.